

# KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK ÉS FIZIOLÓGIAI KÉNYSZEREK SZEREPE KÉTÉLTŰEK SZAPORODÁSÁBAN

Doktori értekezés tézisei

készítette:

**Vági Balázs**

Lendület Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport;  
Magyar Tudományos Akadémia;  
Agrártudományi Kutatóközpont;  
Növényvédelmi Intézet

Eötvös Loránd Tudományegyetem;  
Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

témavezető:

**Török János DSc.**

tanszékvezető egyetemi tanár

konzulens:

**Hettyey Attila PhD.**

tudományos főmunkatárs



Környezetbiológia Doktori Program  
programvezető: Dr. Ács Éva tudományos tanácsadó

Környezettudományi Doktori Iskola  
Iskolavezető: Dr. Jánosi Imre egyetemi tanár

Budapest, 2015

## Bevezetés

A kétéltűek talán a leginkább veszélyeztetett állatcsoport (Alford és Richards 1999; Houlahan és mtsai. 2000), ami számos okra vezethető vissza, de különösen nagy jelentősége van ebben az élőhelyvesztésnek (Stuart és mtsai. 2004). Életciklusuk miatt a kétéltűek számára a vizes élőhelyek (szaporodóhelyek) és az azokat övező táji környezet szerepe egyaránt jelentős (Marsh és Trenham 2001). Az időszakos kisvizek a kétéltűek számára ideális szaporodóhelyet jelentenek, mivel többnyire mentesek a halaktól, amelyek a kétéltűlárvák legfőbb ragadozói. E víztértípust és a környező szárazföldi élőhelyeket gyakran fenyegeti az emberi tevékenység, ami számos kétéltűfajt hátrányosan érint. Ebből következően a kétéltűek szaporodóhely-választása legjobban olyan táji környezetben vizsgálható, amely viszonylag csekély emberi hatást szenvedett el.

Az életük legnagyobb részében magányos kétéltűekre szaporodási időszakukban bonyolult szociális kölcsönhatások jellemzőek (Wells 1977). A fajok közötti kölcsönhatások közül nagy jelentőséggel bír a szaporodási interferencia, melyet leggyakrabban a fajfelismerő rendszerek tökéletlensége okoz (Gröning & Hochkirch 2008). Az interferencia a részt vevő egyedek szaporodási sikerét jelentősen, akár nullára is csökkentheti (Hettyey & Pearman 2003), és populációs szinten is elképzelhetőek negatív hatások, bár ennek bizonyítása ellentmondásos (Ficetola & De Bernardi 2005, Hettyey & Pearman 2006). A terepi és laboratóriumi vizsgálatok gyakran különböző eredményeket hoznak, ami arra utal, hogy a következményeket a környezet jellemzői befolyásolhatják.

A részt vevő populációk számára a szaporodási interferencia kimenetele gyakran aszimmetrikus (Gröning & Hochkirch 2008). Az aszimmetriát okozhatja a fajfelismerő rendszerek tökéletességében vagy a részt vevő egyedek kompetíciós képességeiben rejlő különbség. A békáknál a hímek általában nem válogatják meg párzási partnerüket, ezért amplexust (párzási ölelést) kezdeményeznek és tartanak fenn más fajú egyedekkel (Wells 1977). Ez annak köszönhető, hogy szaporodási időszakuk sokszor rövid, az ivararány pedig a hímek felé tolódott, ezért szaporodási rendszereikben az erőszakosságnak és a párválasztás hiányának kedvez a szelekció (Arak 1983). Azonban, ha más fajú egyedek is jelen vannak a szaporodási gyülekezetekben, a fajok közötti amplexusokba bonyolódó hímek és nőstények rátermettsége egyaránt jelentősen lecsökkenhet, ha a hibridek kiszelektálódnak. A peték fajtárs hímek általi megtermékenyítése főként a fajtárs és idegen hímek relatív kompetíciós

képességein múlik, és a versengésben jobban teljesítő faj így nagyobb szaporodási sikert lehet képes elérni populációs szinten.

A fajok közötti amplexusok csökkentik a részt vevő nőstények szaporodási sikerét, így valószínűnek tűnik, hogy olyan szaporodási rendszerekben, ahol az idegen fajú erőszak elterjedt, a nőstények körében kialakultak az erőszakos párzások rátermettség-csökkentő hatásait mérséklő viselkedési taktikák (Gröning & Hochkirch 2008). A békánőstényekről feljegyezték, hogy hosszabb ideig visszatartathatják petéiket vagy feltűnően viselkednek más hímek előtt, hogy az amplexusban lévő hím leváltását elérjék, vagy takarékoskodhatnak aktuális szaporodási befektetésükkel: kevesebb pete lerakása révén többet fektethetnek a későbbi párzásokba.

A nőstény békák számára a fajtárrsal történő amplexusok sem mindig optimálisak. Hagyományosan úgy tekintették, hogy a hímek számára a párosodás kevésbé költséges, hiszen ivarsejtjeik nagyobb mennyiségben termelődnek, ezért a párválasztásnál sem kell annyira körültekintőnek lenniük (Wedell és mtsai. 2002). A hímek korlátlan szaporodási potenciáljának tézise ugyanakkor sok fajnál megdőlni látszik: a párzásokra, az ejakulátum megtermelésére fordított energia őket is limitálhatja (Nakatsuru és Kramer 1982; Sato és Goshima 2006). Különösen igaz ez akkor, amikor a rendelkezésre álló idő rövid és a párzási lehetőségek száma is véges, mint az explozív szaporodású kétélűeknél. A spermiumháztartásnak központi jelentősége van: ha a hímek a spermiumok javát a szaporodási időszak kezdete előtt termelik meg és a párzások között nem képesek készleteiket pótolni, a kimerülő készletek következtében szaporodási sikerük lecsökkenhet. A hímek korlátozott szaporodási potenciálja az ivarok között konfliktust okozhat, és szaporodási rendszerekre valamint az egyes egyedek párzási stratégiáira is kihatással van. A különböző méretű hímek szaporodási befektetése eltérő lehet, ha a nagyobb hímek – például a hím–hím versengésben való sikerességük révén – nagyobb szaporodási sikert érhetnek el. Ilyenkor a kisebb egyedeknek érdemes lehet több energiát befektetniük a növekedésbe a szaporodás kárára. Amennyiben a kisebb hímek kevesebbet fektetnek a szaporodásba, meglehet, hogy kevesebb sikeres párzásra képesek vagy hamarabb elvesztik a párzási motivációjukat, mint a nagyobbak, viszont a következő nászidőszakra nagyobb méretet érhetnek el.

## Célkitűzések és módszerek

1. A kétéltűek élőhelyválasztásával foglalkozó terepi vizsgálatban azt szeretnénk volna kideríteni, hogy a szárazföldi és vízi környezet milyen jellemzői határozzák meg az egyes fajok előfordulását és a kétéltűközösségek fajszámát a Pilis–Visegrádi-hegység területén.
2. Az erdei és gyepi béka közötti szaporodási interferencia következményeit természetes körülmények között, a szaporodóhelyeken vizsgáltuk.
3. Megvizsgáltuk, hogy az erdei béka nőtényei milyen viselkedési mechanizmusok révén képesek mérsékelni a más fajú hímek erőszakos párzásainak rátermettségükre gyakorolt, negatív hatását.
4. Felmértük az erdei és gyepi béka hímek relatív versengési képességét.
5. A hímek szaporodási potenciáljának élettani korlátait a barna varangyon vizsgáltuk. Feltártuk, hogy (a) spermalimitáltak-e a barna varangy hímek; (b) hogyan változik az ejakulátumméret, a megtermékenyítési siker és a herében tárolt spermiumok mennyisége a szaporodási időszakban; (c) hogyan függ a hímek szaporodási potenciálja méretüktől és kondíciójuktól.

Az első vizsgálatban 133 kisvízben mértünk fel a szaporodó kétéltűfajokat a Pilis–Visegrádi-hegységben. A szaporodóhelyek vízi és szárazföldi környezetének következő jellemzőit vettük fel: vízfelszín, vízmélység, iszapmélység, vízínövényzet-borítás, árnyékoltság, tengerszint feletti magasság, a cseres-tölgyesek, gyertyános-tölgyesek, bükkösök és hegyvidéki kaszálórétek borítása a tavak 50 m sugarú környezetében. Mivel változóink erősen korreláltak, főkomponens-analízist végeztünk, ami alapján három főkomponens írta le a szárazföldi és vízi környezetet. A főkomponensekből egy, két és háromváltozós modelleket építettünk, hogy megfigyeljük, melyek prediktálják legjobban az egyes fajok előfordulását és a fajgazdagságot. A modelleket információ-elméleti alapon, AICc értékeik alapján rangsoroltuk. A kapcsolatok irányát és szignifikanciáját általánosított lineáris modellekkel teszteltük.

A második vizsgálatban az erdei- és gyepibéka-petecsomók megtermékenyülését vizsgáltuk 25, a két faj különböző abundancia-arányával jellemezhető tóban a teljes szaporodási időszak során. A szaporodási időszak kezdetén minden tóban felmértük a vízi növényzet és egyéb, a láthatóságot korlátozó struktúrák (ágak, kövek) mennyiségét. A tavakat 2–3 naponta

meglátogattuk, és minden frissen lerakott petecsomóból 4×5 petéből álló mintákat vettünk, majd a csomókat számozott zászlókkal megjelöltük. A petemintákat műanyag dobozokban, a helyszínen neveltük, míg a fejlődő embriók alapján megállapíthatóvá vált a megtermékenyülés százalékos aránya. Feltételeztük, hogy a lecsökkent megtermékenyülést a másik fajjal való szaporodási interferencia okozza. A tavankénti és fajonkénti átlagos megtermékenyítési siker, valamint a fajabundancia-arányok, a tóméret, a térbeli komplexitás és az egyedsűrűség kapcsolatát általánosított lineáris modellekkel vizsgáltuk.

Egy terepen végzett kísérletben fajtárs vagy gyepi béka hímekkel párba állított erdei béka nőstények viselkedését tanulmányoztuk. A párokat egyesével helyeztük el további három, a nőstényért versengő erdei béka hím jelenlétében. A kísérleti egységeket óránként ellenőriztük. Megfigyeltük, hogy a nőstény mennyire feltűnően viselkedik (hogy a felszínen lebeg-e, illetve hogy mennyit mozog vízszintes síkban), valamint feljegyeztük az amplexusok hosszát és hogy melyik hím vagy hímek vannak amplexusban, a lerakott peték számát, illetve megbecsültük a megtermékenyítési sikert. Mivel a feltűnőséget mérő viselkedési változók korreláltak egymással, ezeken főkomponens-analízist végeztünk, és az első főkomponenst használtuk a feltűnőség összesített mérőszámaként. A feltűnőséget és a peterakásig eltelt időt általános lineáris modellekkel elemeztük, míg a peteszámokat lineáris kevert modellel vetettük össze. A hímek versengésben nyújtott teljesítményének felméréséhez az amplexus létesítéséig eltelt időt általánosított lineáris modellekkel, az amplexusok hosszát lineáris kevert modellekkel, az első hím leváltásában sikeres és sikertelen hímek testméretét (SUL) pedig általánosított lineáris kevert modellekkel hasonlítottuk össze.

A barna varangy hímek szaporodási potenciáljának limitáltságát vizsgáló első kísérletben a kísérleti állatokat egyenként elhelyezve egymás után 3 nősténnyel pároztattuk. Megfigyeltük a hímek viselkedését, az ejakulátumméret és a megtermékenyítési siker változásait a párzások során. A kísérlet előtt és után túlaltattuk és felboncoltuk a kontroll, illetve a kísérleti hímeket, hogy meghatározzuk a herékben lévő spermiumtartalékok méretét. Az ejakulátumméret felmérése céljából az egyik kezelési csoport hímjeit gumióvszerrel láttuk el. A megtermékenyítési siker megállapításához a petezsinórokból vett mintákat addig neveltük, amíg a fejlődő embriók világosan megkülönböztethetővé váltak. A spermiumkészletek és az ejakulátumméret változásait GLM-mel hasonlítottuk össze. A megtermékenyítési siker és az újrapárosodási hajlandóság változásait LMM-ekkel vizsgáltuk. Az első kísérletet közepes méretű hímekkel, ellenőrzött laboratóriumi körülmények között végeztük.

A hímek szaporodási befektetését felmérő második kísérletet félig természetes körülmények között, terepen végeztük különböző méretű hímekkel. Az 1. vizsgálati csoport hímjeit újra-

hibernáltuk, a 2. csoport hímjeit nőtények nélkül tartottuk, míg a 3. csoport hímjeit egymás után három vagy négy nőténnyel pároztattuk. A hereméretet és a herében tárolt spermiumkészletek nagyságát GLM-mel vetettük össze az egyes kezelések között. A megtermékenyítési sikert ismételt méréses GLM-mel elemeztük, míg az újrapiárosodási hajlandóságot GZLM-mel vetettük össze.

## Az eredmények összefoglalása

1. A Pilis–Visegrádi-hegység kisvizeiben 10 kétéltűfaj élőhely-használatát állapítottuk meg a szaporodási időszakban. A leggyakoribb fajok az erdei béka, a gyepi béka, a barna varangy, a pettyes göte és a zöld levelibéka voltak.
2. A fajok előfordulását elsősorban a tavak jellemzői határozták meg, de több faj számára fontosak voltak a szárazföldi környezet tulajdonságai is.
3. A vizsgált fajok többnyire a nagyobb, dúsabb növényzetű tavakban fordultak elő, a gyepi béka azonban a kisebb, sekély dagonyák specialistájának tűnt.
4. Az erdei és a gyepi béka közötti szaporodási interferencia a vizsgált természetes populációkban hatással volt az erdei béka szaporodási sikerére.
5. Az interferencia hatását a környezet komplexitása (vízínövények, ágak, sziklák – a vizuális észlelést akadályozó elemek jelenléte) befolyásolta: kis komplexitású tavakban a gyepi béka tömegességének növekvő arányával az erdei béka petecsomóinak átlagos megtermékenyítési sikere lecsökkent. Nagyobb komplexitású tavakban e csökkenés nem volt kimutatható.
6. Az interferencia aszimmetrikusnak bizonyult: a gyepi béka petecsomók megtermékenyülésére nem volt hatással a két faj tömegességi aránya.
7. Az erdei béka nőstényei nem viselkednek feltűnőbben, ha gyepi béka hím áll velük párba, de a peterakást késleltették, kevesebb petét raktak le, illetve több petecsomót raktak, hogy mérsékeljék a gyepi béka hímek erőszakos párzási kísérleteinek rátermettségüket csökkentő következményeit.
8. A fajon belüli versenyben a nagyobb erdei béka hímek jobban teljesítettek, de már amplexusban lévő gyepi béka hímmel szemben a különböző méretű erdei béka hímek egyformán esélytelenek voltak.
9. A barna varangy hímek szaporodási potenciálja korlátozott volt: a herékben tárolt spermiumok mennyisége, ejakulátumméretük és megtermékenyítési sikerük már három párzás alatt lecsökkent. Ezzel párhuzamosan párosodási hajlandóságuk is csökkent.
10. A kisebb termetű barna varangy hímek nem fektetnek aránytalanul többet a növekedésbe a szaporodás kárára, annak ellenére, hogy a nagyobbak magasabb szaporodási sikert tudnak elérni.

## Összefoglaló következtetések

1. Mivel az egyes fajok különböző jellegű szaporodóhelyeket használnak, a fajgazdag kétélűközösség fennmaradása azzal biztosítható, ha a szárazföldi és vízi környezet e változatosságát is megőrizzük.
2. A szaporodási interferencia a természetben is kihathat a populációk szaporodási sikerére, hatását azonban befolyásolhatja a környezet komplexitása.
3. A szaporodási interferencia egyes fajokra kifejtett hatásai populációs szinten is lehetnek aszimmetrikusak, amit okozhatnak a fajok hímjei között a szexuális partnerekért folyó kompetíció sikerességében megnyilvánuló különbségek.
4. Külső megtermékenyítésű faj nőstényei is mutathatnak olyan viselkedésformákat, melyek révén képesek lehetnek mérsékelni a más fajhoz tartozó hímek által elkövetett nemi erőszak rátermettségükre gyakorolt káros következményeit.
5. A barna varangy hímek előre megtermelt spermiumkészlettel kezdik meg a nászidőszakot, ami a párzások között nem pótlódik, ezért csak kevés sikeres párzást tesz lehetővé. Ez kihatással lehet a párosodási taktikákra és a hímek párzási motivációjára is, emellett ivari konfliktushoz is vezethet.
6. A kis (fiatal) és nagy (idősebb) hímek szaporodási befektetése nem különbözik, ami valószínűleg azzal magyarázható, hogy az évek közötti túlélés alacsony, emellett a várható szaporodási siker az ivararányok évek közötti erős ingadozása miatt nem jósolható. Ennek következtében a kis hímek is úgy tudják a legtöbb előnyt kovácsolni kedvezőtlen helyzetükből, ha az aktuális évi szaporodási befektetésüket maximalizálják.



## A doktori értekezés alapját képező közlemények

- Hettyey A, Baksay S, Vági B és Török J 2009. Counterstrategies by female frogs to sexual coercion by heterospecifics. *Animal Behaviour*, 78: 1365–1372.
- Hettyey A, Vági B, Hévizi G és Török J 2009. Changes in sperm stores, ejaculate size, fertilization success and sexual motivation over repeated matings in the common toad, *Bufo bufo* (Anura: Bufonidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 361–371.
- Hettyey A, Vági B, Török J és Hoi H 2012. Allocation in reproduction is not tailored to the probable number of matings in common toad (*Bufo bufo*) males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 201–208.
- Hettyey A, Vági B, Kovács T, Ujszegi J, Katona P, Szederkényi M, Pearman PB, Griggio M és Hoi H 2014. Reproductive interference between *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* affects reproductive success in natural populations. *Oecologia*, 176: 457–464.
- Vági B, Kovács T, Băncilă R, Hartel T és Anthony BP 2013. A landscape-level study on the breeding site characteristics of ten amphibian species in Central Europe. *Amphibia-Reptilia*, 34: 63–73.
- Vági B, Hettyey A (*kézirat*). Intra- and interspecific competition for mates: *Rana temporaria* males are effective satyrs of *Rana dalmatina* females.

## Irodalomjegyzék

- Alford RA & Richards SJ 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 133–165.
- Arak A 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In: Bateson P, ed. *Mate Choice*, pp. 181–210. University Press, Cambridge.
- Ficetola GF & De Bernardi F 2005. Interspecific social interactions and breeding success of the frog *Rana latastei*: A field study. *Ethology*, 111: 764–774.
- Gröning J & Hochkirch A 2008. Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*, 83: 257–282.
- Hettyey A & Pearman PB 2003. Social environment and reproductive interference affect reproductive success in the frog *Rana latastei*. *Behavioral Ecology*, 14: 294–300.
- Hettyey A & Pearman PB 2006. Testing experimental results in the field: comment on Ficetola and De Bernardi (2005). *Ethology*, 112: 930–931.
- Houlahan JE, Findlay CS, Schmidt BR, Myer AH & Kuzmin SL 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404: 752–755.
- Marsh DM & Trenham PC 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology*, 15: 40–49.
- Nakatsuru K & Kramer DL 1982. Is sperm cheap? Limited male fertility and female choice in the lemon tetra (Pisces, Characidae). *Science*, 216: 753–755.
- Sato T & Goshima S 2007. Female choice in response to risk of sperm limitation by the stone crab, *Hapalogaster dentata*. *Animal Behaviour*, 73: 331–338.
- Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues ASL, Fischman DL & Waller RW 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783–1786.
- Wedell N, Gage MJG & Parker GA 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 313–320.
- Wells KD 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666–693.